DOI: 10.5846/stxb201603240526
高凯, 朱铁霞, 刘辉, 王琳.去除顶端优势对菊芋器官 C、N、P 化学计量特征的影响.生态学报,2017,37(12):4142-4148.
Gao K, Zhu T X, Liu H, Wang L.Influence of apical dominance on the ecological stoichiometry of C, N, and P in *Helianthus tuberosus*.Acta Ecologica Sinica,2017,37(12):4142-4148.

去除顶端优势对菊芋器官 C、N、P 化学计量特征的影响

高　凯*, 朱铁霞, 刘　辉, 王　琳
内蒙古民族大学自治区饲用作物工程中心, 通辽　028043

摘要: 以不同时期顶端优势去除处理的菊芋为研究对象,通过测定根、茎、叶、花和块茎等器官 C、N、P 含量,计算 C∶N、C∶P 和 N∶P比值,探讨顶端优势去除对菊芋各器官 C、N、P 化学计量特征的影响规律。结果表明:各器官之间 C 含量高低顺序没有因去顶而改变,氮和磷含量高低顺序因去顶而表现出不同的大小关系;顶端优势去除提高了茎秆、块茎和分枝的 C 含量,除最后一次顶端优势去除提高了叶片 C 含量,其它顶端优势去除时间均降低了叶片含量;顶端优势去除降低了根系、茎秆和块茎 N 含量,提高了分枝和花的含 N 量;顶端优势去除提高了叶片和块茎的含 P 量;C∶N 范围为 24.15—153.75、C∶P 范围为 118.87—2265.72、N∶P 范围为 2.46—24.05,N∶P 平均值为 10.67,说明菊芋生长主要受 N 元素的限制。

关键词: 菊芋;化学计量;顶端优势;碳;氮;磷

Influence of apical dominance on the ecological stoichiometry of C, N, and P in *Helianthus tuberosus*

GAO Kai*, ZHU Tiexia, LIU Hui, WANG Lin
Engineering Research Center of Forage Crops of Inner Mongolia Autonomous, *Tongliao* 028043, *China*

Abstract: To better understand the influence of apical dominance on the ecological stoichiometry of C, N, and P in *Helianthus tuberosus* L., we removed the apical meristems of plants at different growth stages and measured the C, N, and P contents of different organs (root, stem, leaf, flower, and tuber), as well as the corresponding C∶N, C∶P, and N∶P ratios. Removing the apical meristem had no effect on the C content of any of the organs but did affect the contents of N and P. The C content of the stems, tubers, and branches was improved by removing apical dominance, and the C content of the leaves was reduced expect the last removing apical dominance. Meanwhile, the N content of the roots, stems, and tubers was decreased, and the N content of the branches and flowers was increased, whereas the P content was only increased in the leaves and tubers. The C∶N, C∶P, and N∶P ratios ranged from 24.15 to 153.75, from 118.87 to 2265.72, and from 2.46 to 24.05, respectively. The mean N∶P (10.67) indicated that the growth of *H. tuberosus* was mainly limited by nitrogen availability.

Key Words: *Helianthus tuberosus* L.; ecological stoichiometry; apical dominance; C; N; P

顶端优势去除作为提高作物产量和品质的重要理论基础,在 20 世纪 60 年代栽培生理学家便开始利用顶

基金项目: 国家自然科学基金(31560672); 内蒙古科技英才项目(NJYT15B17); 内蒙古自治区青年创新拔尖人才项目(2015QNCXRCO2)
收稿日期: 2016-03-24;　　**修订日期:** 2016-12-16
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: gaokai555@126.com

端优势理论对作物产量物质来源和产品器官物质贮积及其相关关系进行研究。主要经历了直接抑制学说、第二信使假说和植物激素假说 3 个阶段[1]。除了上述 3 种,其他学者也提出过顶端优势相关假说,众说纷纭,但有一点是共同的,即都认为顶端是信号源,这信号源是由顶端产生并极性向下运输的生长素,它直接或间接地调节其它激素、营养物质的合成、运输与分配,从而抑制顶端生长,促进其它各器官生长。也就是说归根结底顶端优势去除是通过改变元素运输和分配,达到提高目标器官产量和品质,降低非目标器官产量。

C、N、P 作为植物的主要构成元素,其中 N 和 P 是植物的最基本元素,是陆地生态系统的最主要限制性元素[2-3],C 是植物各种生理生化过程的底物和能量的来源,而植物 C 储备在一定程度上由 N 和 P 可获得量调控等相关结论[2,4]。同时 C、N、P 也是影响植物产量和品质的重要元素,研究顶端优势去除对 C、N、P 化学计量特征的影响,从化学计量学角度探讨植物各器官对顶端优势去除去除的响应机制,将极大地丰富顶端优势研究理论,其科学研究意义重大。

菊芋(*Helianthus tuberosus* L.)又名洋姜、姜不辣、鬼子姜,菊科向日葵属,多年生草本植物。其块茎的菊粉含量约占干物质 70%—90%[5],菊粉在外切型菊粉酶作用下分解为单个果糖,再经发酵生产乙醇,该过程转化率高达 83%—99%[6-8]。因此,菊芋块茎是燃料乙醇和菊粉产业规模化发展可选择的重要原材料,其块茎生物产量一直备受关注。当前研究表明菊芋地上生物产量(干重)最高可达 6—7t/hm^2 或 20—30t/hm^2,块茎生物产量(干重)范围在 2—3t/hm^2 和 10—15t/hm^2[9]。针对上述情况,如何提高菊芋块茎生物产量成为当前菊芋研究的热点问题,国内外学者通过对菊芋的肥料管理、收获时间、种植密度、水分管理、品比试验等[10-16]角度就如何提高菊芋块茎产量进行了大量研究。然而菊芋作为一个有机体,其产量的形成除了受栽培管理措施影响外,还和同化物积累、运输、分配有直接关系,而同化物在各器官之间的积累、运输、分配主要受源-库关系影响[17]。而菊芋自身具有植株高大,枝叶茂盛的特点,针对上述情况,本文作者通过在顶端优势去除对菊芋物质分配规律的影响的相关研究中已经证实适时去顶能够有效地提高菊芋块茎、茎秆、叶片等各器官的生物量[18]。生物量的形成是地上部光合作用与地下部根系吸收水分、养分相统一的反馈过程,而 C、N、P 作为植物的主要过程元素,其含量多少对植物生物量的形成具有重大影响。顶端优势之所以能够提高植物生物产量,其也必将影响植物体内 C、N、P 含量,但这方面的研究相对较少。基于上述原因,本研究以菊芋单株为研究对象,进行顶端优势去除,通过测定根、茎、叶、花和块茎等器官 C、N、P 含量,基于器官水平和元素水平探讨去顶管理措施对 C、N、P 化学计量特征的影响,从化学计量学角度探讨顶端优势去除理论,为菊芋块茎高产栽培提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　试验地概况

研究地点位于西辽河平原内蒙古民族大学农学院试验农场。43°36′N, 122°22′E,海拔 178 m。试验地区为典型的温带大陆性季风气候,年平均气温 6.4℃,极端最低温-30.9℃,≥10℃积温 3184℃,无霜期 150 d,年均降水量 399.1 mm,生长季(4—9 月)降水量占全年的 89%。试验地土壤为灰色草甸土,为当地主要土壤类型,土壤有机质含量 18.23 g/kg、碱解氮 62.41 mg/kg、速效磷 38.61 mg/kg、速效钾 184.58 mg/kg、pH 值 8.20。试验地具有井灌条件。

1.2　供试品种

2013 年 5 月种植菊芋,品种为‘红皮菊芋’。种植密度为 0.5 m×0.5m,播种深度 15 cm。选取重量为 30—40 g,无病、无伤的块茎作种。出苗后进行定株,保证种植密度,进行正常的田间除草、灌水等管理措施。

1.3　去顶处理

根据菊芋生长发育规律,在营养生长期进行顶端优势去除,去除时间为 2014 年 7 月 15 日(7-15)、2014 年 7 月 22 日(7-22)、2014 年 7 月 29 日(7-29)、2014 年 8 月 5 日(8-5)、2014 年 8 月 12 日(8-12)和不去除顶端优势(CK)6 个处理,每个处理 30 株。

1.4 样品采集

于10月15日进行采收。每个处理选择长势一致的20株进行取样,齐地面刈割,进行茎、叶、花、分枝、根系、块茎的分离,装袋,在105℃条件下杀青30min,之后在75℃条件下烘干、粉碎、待用。

1.5 测定指标及方法

全碳测定采用$K_2Cr_2O_7$-H_2SO_4氧化法测定。

全氮测定采用开氏定氮法进行测定。

全磷测定 H_2SO_4-H_2O_2消解-钼锑抗分光光度法。

1.6 数据分析

采用Excel 2007和SPSS 19.0软件对数据进行统计分析。采用单因素方差分析法检验测定参数之间的差异。运用Pearson相关分析方法对C、N 、P 、C /N、C /P 和 N /P 进行相关性分析。

2 结果与分析

2.1 顶端优势去除对各器官C、N、P含量的影响

2.1.1 C含量

由表1可知,顶端优势去除对同一器官器官含碳量影响规律并不一致,因器官和去顶时间不同而表现出不同的大小关系。其中根系和花的含碳量在不同顶端优势去除时间之间没有表现出显著差异;花含碳量仅8月12日显著高于其他去顶处理和对照($P<0.05$),对照和其他顶端优势去除时间之间没有显著差异;顶端优势去除茎秆含碳量出了7月29日略低于对照,其他时间去顶均高于对照,其中7月15、8月5和8月12日等时间去顶其茎秆含碳量显著高于对照($P<0.05$);顶端优势去除处理之后分枝含碳量均高于对照,其中7月29日和8月5日差异显著($P<0.05$);块茎含碳量出了7月29日低于对照,其他各处理均高于对照,其中7月22日和8月5日差异显著($P<0.05$)。

不同器官含碳量的高低顺序并没有因为顶端优势去除而发生变更,其中分枝和茎含碳量均较高,叶片最低,各器官含碳量平均值顺序为:分枝>茎>根>块茎>花>叶。

2.1.2 N含量

相同器官不同顶端优势去除时间条件下,各器官含N量因器官的不同而表现出不同的影响规律。其中去顶降低了根系和茎的含氮量,对照含氮量显著高于各处理($P<0.05$),各处理之间没有显著差异;提高了分枝和花的含氮量,而叶片和块茎含氮量因去顶时间不同而表现出不同的大小关系。

不同器官含氮量之间大小关系因去顶时间不同而表现出不同差异,其中花和根系含氮量高于其他各器官,分枝含氮量最低,各器官含氮量平均值顺序为根>花>茎>叶>块茎>分枝。

2.1.3 P含量

各器官含磷量均值顺序为:花>块茎>叶>根>茎>分枝;去顶提高了花和块茎的含磷量,7月15日去顶块茎含磷量显著高于其他处理和对照($P<0.05$),对照和7月15日去顶处理条件下花的含磷量显著低于其他处理($P<0.05$);降低了分枝的含磷量,且各处理均显著低于对照($P<0.05$),而处理之间没有显著差异;根、茎和叶片含磷量因去顶时间不同而表现出不同的大小关系,但没有规律可循。

2.2 顶端优势去除对各器官C∶N的影响

由表2可知,顶端优势去除提高了块茎、根和茎的C∶N值,其中7月15日和7月22显著提高了块茎的C∶N值,8月22日和7月15日显著提高了茎的C∶N值($P<0.05$),去顶处理条件下根系C∶N值均显著高于对照($P<0.05$);去顶处理降低了花的C∶N值,除7月22日去顶处理条件下花C∶N值与对照之间没有显著差异,其他处理均显著低于对照($P<0.05$);7月22日去顶处理条件下分枝C∶N值略高于对照,但差异不显著,其他去顶处理均显著低于对照($P<0.05$);叶片C∶N值最高值出现在8月5日去顶条件下,其显著高于其他处理和对照($P<0.05$),其他各处理与对照之间差异不显著。

表 1　各器官含 C、N、P 含量

Table 1　Carbon, nitrogen, phosphorus contents in each organ

	日期 Date	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	花 Flower	块茎 Tube	分枝 Branch
C 含量/%	07-15	42.86±1.41A	54.16±4.75A	34.97±1.27B	39.04±1.78A	39.98±2.44B	47.84±2.48B
	07-22	41.66±4.10A	47.03±3.01AB	35.88±2.03B	41.12±2.33A	44.15±1.74A	48.13±2.59B
	07-29	42.80±1.73A	43.66 ±0.52B	35.57 ±1.10B	42.26±1.34A	36.77±7.78B	52.62±7.13A
	08-5	45.10±1.29A	52.20 ±4.22A	36.51±1.03B	41.82±1.17A	41.95±0.94A	52.39±4.16A
	08-12	45.61±3.45A	53.34 ±2.79A	38.86±4.55A	39.22±6.63A	41.32±0.77B	47.70±1.36B
	CK	42.87±1.88A	45.17 ±1.26B	37.87 ±3.93B	40.29 ±3.04A	39.83±1.32B	47.20±0.64B
平均值 Average		43.49	49.26	36.61	40.63	40.67	49.31
N 含量/%	07-15	1.60±0.08B	0.97±0.08B	0.81±0.10C	1.63±0.16A	0.69±0.16C	0.37±0.14B
	07-22	1.48±0.27B	0.89±0.11B	0.98±0.05B	1.18±0.34B	0.74±0.12B	0.32±0.07B
	07-29	1.35±0.25B	0.86±0.09B	0.91 ±0.06B	1.41±0.36B	0.78±0.11B	0.38±0.12B
	08-5	1.45±0.27B	1.03±0.29B	0.77±0.07D	1.24±0.24B	0.86±0.07B	0.42±0.02B
	08-12	1.31±0.08B	0.77 ±0.10B	1.06±0.03A	1.16±0.16B	0.95±0.08A	0.50±0.04A
	CK	1.74±0.14A	1.13 ±0.25A	0.94±0.09B	1.15±0.45B	0.95±0.17A	0.31±0.02B
平均值 Average		1.49	0.94	0.91	1.29	0.82	0.38
P 含量/%	07-15	0.09±0.03B	0.07±0.02C	0.29±0.04B	0.17±0.02B	0.28±0.02A	0.03±0.01B
	07-22	0.10±0.01B	0.04±0.01C	0.34±0.03A	0.34±0.03A	0.26±0.03B	0.02±0.01B
	07-29	0.10±0.01B	0.05±0.01C	0.05±0.01D	0.34±0.02A	0.25±0.02B	0.03±0.01B
	08-5	0.11±0.02A	0.19±0.03A	0.04±0.01D	0.33±0.03A	0.25±0.02B	0.03±0.00B
	08-12	0.08±0.02C	0.11±0.04B	0.15±0.02C	0.33±0.04A	0.23±0.01B	0.02±0.00B
	CK	0.11±0.03A	0.05±0.01C	0.17±0.03C	0.16±0.01B	0.24±0.02B	0.04±0.01A
平均值 Average		0.10	0.08	0.17	0.28	0.25	0.03

不同大写字母表示器官相同断根半径不同,在 0.05 水平条件下差异显著;不同小写字母表示断根半径相同器官不同,在 0.05 水平条件下差异显著

通过对相同处理不同器官之间 C∶N 比值进行对比可以发现,分枝 C∶N 比值最高,根系和花 C∶N 比值相对最低,而其他各器官的 C∶N 比值顺序因去顶时间不同而表现出不同大小关系。

表 2　去顶处理对菊芋各器官 C∶N 的影响

Table 2　The effects of removing apical dominance on C∶N ratios in each organ

日期 Date	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	花 Flower	块茎 Tube	分枝 Branch
07-15	26.86±1.50B	55.95±7.43B	43.42±4.28B	24.15±2.14C	60.49±14.52A	142.09±49.64B
07-22	28.58±2.61B	53.08±5.61C	36.57±1.32B	38.41±17.17A	61.11±9.03A	153.75±35.25A
07-29	32.43±5.92B	50.90±5.34C	39.46±3.88B	31.07±5.84B	48.87±14.81B	151.15±51.51A
08-5	31.99±6.81B	53.26±13.16C	47.64±4.68A	35.05±8.36B	49.28±4.16B	123.98±4.23B
08-12	34.68±1.17A	70.14±7.60A	36.80±5.25B	35.31±9.42B	43.90±4.01B	96.70±6.53B
CK	24.79±2.75C	41.46±8.19C	40.57±6.83B	40.16±17.82A	43.04±7.80B	152.62±11.99A

2.3　顶端优势去除对各器官 C∶P 的影响

由表 3 可知,顶端优势去除提高了分枝和根系的 C∶P 比值,降低了块茎 C∶P 比值,对茎、叶和花 C∶P 比值因去顶时间不同而表现出不同的影响规律。其中 8 月 12 日去顶处理条件下,根系和块茎的 C∶P 比值显著高于对照和其他各处理($P<0.05$);7 月 15 日顶端优势去除处理条件分枝 C∶P 比值与对照之间没有显著差异,二者均显著低于其他去顶处理($P<0.05$)。

2.4　顶端优势去除对各器官 N∶P 的影响

顶端优势去除显著提高了分枝 N∶P 比值,8 月 12 日去顶 N∶P 比值最高,且显著高于其他处理和对照($P<0.05$);早期(7 月 15 日和 7 月 22 日)去顶处理显著降低了叶片 N∶P 比值,7 月 29 日、8 月 5 日和 8 月

12 日去顶处理条件下叶片 N∶P 比值均高于对照，其中 7 月 29 日和 8 月 5 日显著高于对照($P<0.05$)；块茎 N∶P 比值随着去顶时间延迟呈现逐渐升高的变化趋势，其中 8 月 12 日去顶和对照 N∶P 比值最高，均显著高于其他各处理($P<0.05$)，7 月 15 日去顶块茎 N∶P 比值最低，显著低于其它处理和对照($P<0.05$)；茎秆 N∶P 比值与块茎呈现相反的变化趋势，早期处理(7 月 15 日、7 月 22 日和 7 月 29 日)N∶P 比值高于晚期去顶处理(8 月5 日和 8 月 12 日)，且差异显著($P<0.05$)，对照茎秆的 N∶P 比值最高，显著高于处理($P<0.05$)；根系和花的N∶P比值最高值均出现在 7 月 15 日，其值显著高于其他处理和对照($P<0.05$)。

表 3 去顶处理对菊芋各器官 C∶P 的影响

Table 3 The effect of removing apical dominance on C∶P in each organ

日期 Date	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	花 Flower	块茎 Tube	分枝 Branch
07-15	492.62±92.34B	886.55±92.37A	122.66±17.15C	236.64±17.16A	142.65±5.60C	1636.41±521.02C
07-22	439.22±48.18B	1124.72±175.01A	105.52±9.30C	122.90±12.64B	171.62±12.28B	2265.72±270.62A
07-29	419.91±28.23B	884.96±161.69A	689.77±81.56B	123.80±7.45B	146.94±40.24B	1956.36±468.27B
08-5	404.53±56.08B	282.26±36.57B	942.41±238.08A	128.92±9.59B	171.15±17.78B	2085.99±458.79B
08-12	581.09±135.65A	563.83±121.46B	263.52±18.39C	118.87±22.64B	178.00±4.99A	2251.20±367.70A
CK	409.16±82.82B	967.76±97.94A	231.53±54.25C	252.46±35.09A	163.27±9.41B	1394.43±281.41C

表 4 去顶处理对菊芋各器官 N∶P 的影响

Table 4 The effect of removing apical dominance on N∶P in each organ

日期 Date	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	花 Flower	块茎 Tube	分枝 Branch
07-15	18.28±4.41A	15.69±4.45B	2.87±0.63C	9.88±1.29A	2.46±0.56C	12.91±6.12B
07-22	15.56±3.03B	21.51±4.94B	2.88±0.19C	3.54±1.11C	2.84±0.30B	15.27±6.50B
07-29	13.21±1.99B	17.46±3.06B	17.49±1.45A	4.14±1.10C	3.06±0.42B	13.03±3.01B
08-5	13.00±2.84B	5.63±1.99C	20.23±6.62A	3.84±0.95C	3.48±0.33B	16.76±3.23B
08-12	16.85±4.47B	7.97±2.91C	7.26±1.02B	3.47±0.64C	4.08±0.43A	23.28±3.39A
CK	16.39±3.52B	24.05±5.23A	5.72±1.09B	7.15±2.67B	3.91±0.89A	9.26±2.41C

2.5 相关性分析

由表 5 可知，碳含量与氮含量和磷含量之间呈现负相关关系，其中与磷含量之间相关性极显著，与碳氮比、碳磷比和氮磷比之间呈现正相关关系，其中与碳氮比和碳磷比之间相关性极显著($P<0.01$)，与氮磷比之间相关性显著($P<0.05$)；氮含量与磷含量呈现正相关关系，但不显著，与碳氮比、碳磷比和氮磷比之间呈现负相关关系，其中与碳氮比和碳磷比相关关系极显著($P<0.01$)；磷含量与碳氮比、碳磷比和氮磷比之间均呈现极显著负相关关系($P<0.01$)；碳氮比和碳磷比之间呈现极显著正相关关系($P<0.01$)；碳磷比和氮磷比之间呈现极显著正相关关系($P<0.01$)。

表 5 相关性分析

Table 5 Correlation analysis

	C	N	P	C/N	C/P	N/P
C	1					
N	-0.325	1				
P	-0.520**	0.283	1			
C/N	0.575**	-0.841**	-0.483**	1		
C/P	0.607**	-0.642**	-0.768**	0.831**	1	
N/P	0.359*	-0.007	-0.863**	0.180	0.653**	1

3 讨论

生态化学计量学是 Elser 等人在 2000 年提出，是结合生态学、生物学、化学和物理学等基本原理，研究生

物系统能量平衡和多重化学元素平衡的科学,其主要强调有机体 C、N、P 等 3 种主要组成元素的关系,为研究不同营养水平对基本营养元素的响应提供了一个强大的框架[19-21]。碳、氮、磷作为植物的 3 大主要元素,C 是植物各种生理生化过程的底物和能量的来源,而植物 C 储备在一定程度上由 N 和 P 可获得量调控[2,4]。因此,碳元素属于植物的生命骨架元素和结构性物质,相对较稳定,受外界环境条件的影响较小[22-23],氮元素和磷元素属于功能元素,是植物基本营养元素和生长限制元素,往往受外界环境影响较大[24-25]。本文通过对顶端优势去除条件下,菊芋各器官碳、氮、磷 3 种元素含量的测定和比较发现,各器官之间碳元素含量的大小顺序没有因顶端优势去除时间的变化而改变,均以茎的含碳量最高,叶片的含碳量最低;而氮元素和磷元素无论在相同去顶处理不同器官之间还是相同器官不同去顶处理之间均表现出不同的变化趋势,且部分处理之间差异显著。该结论也验证了结构性物质碳元素的相对稳定性,功能性物质氮元素和磷元素的不稳定性。各器官之间茎杆碳含量最高,叶片最低。其主要原因可能是,茎杆作为植物的主要结构性物质,其主要功能是构成整株植物的骨架和运输功能(地上光合产物从地上向下地下运输以及根系吸收矿物质元素从地下向地上运输),因此其主要是木质素、纤维素,而这两种物质主要过程元素均为碳元素,因此茎杆含碳量较高;而叶片作为植物的主要光合功能器官,其主要功能是光合作用,而不是营养物质贮存器官,尽管其具有合成碳水化合物的功能,但其合成的碳水化合物很快被运输到其他器官进行贮存和转化,因此其仅是合成碳水化合物的工厂。

C∶N、C∶P 和 N∶P 是化学计量学研究过程中常用的 3 个比值,本试验通过对不同去顶和不同器官 C∶N、C∶P和 N∶P 的比值比较发现,C∶N 范围为 24.15—153.75、C∶P 范围为 118.87—2265.72、N∶P 范围为 2.46—24.05。C∶N 最大值和最小值差为 129.6,C∶P 最大值和最小值差为 2145.85,N∶P 最大值和最小值差为 22.59。其中 N∶P 最大值和最小值差最小,相对比较稳定。该结论与牛得草等对长芒草不同季节碳氮磷生态化学计量特征研究结论相似[26]。通过结合各器官 C、N、P 含量变化情况还可以进一步说明 C∶N 和 C∶P 值主要受到 N、P 含量变化的影响要高于 C 含量,因为对表 1 的分析已经证实碳元素含量在各器官之间以及不同去顶条件下均比较稳定,而 N、P 含量变异较大。Güsewell 等[27]在确定影响陆地植物生长阈值研究过程中提出,N∶P<10 时, 生物量积累受 N 的限制,N∶P>20, 受 P 元素的限制, 若在两者之间时,生物量的积累与 N∶P 关系不明显。国内也有学者认为, 植被的 N∶P<14 很大程度受到 N 元素的限制作用; 而大于 16 时, 受 P 元素的限制更为强烈[28]。本研究中对照叶片 N∶P 值范围为 2.46—24.05,平均值为 10.67,说明菊芋生长主要受 N 元素的限制。而在不同去顶条件下,菊芋 N∶P 比值出现一定的波动,也表明管理因素对植物 N∶P 具有一定影响,但本项目中没有发现什么有价值的规律,需要进一步验证。

参考文献(References):

[1] 陆天聪. 丧失顶端优势的樟子松突变体蛋白质组学研究及 Rad23 基因克隆[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2010.

[2] Güsewell S. High nitrogen: phosphorus ratios reduce nutrient retention and second-year growth of wetland sedges. New Phytologist, 2005, 166(2): 537-550.

[3] Han W X, Fang J Y, Guo D L, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. New Phytologist, 2005, 168(2): 377-385.

[4] Tessier J T, Raynal D J. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation. Journal of Applied Ecology, 2003, 40(3): 523-534.

[5] 汪伦记, 董英. 以菊芋粉为原料同步糖化发酵生产燃料乙醇. 农业工程学报, 2009, 25(11): 263-268.

[6] Curt M D, Aguado P, Sanz M, Sánchez G, Fernández J. Clone precocity and the use of *Helianthus tuberosus* L. stems for bioethanol. Industrial Crops and Products, 2006, 24(3): 314-320.

[7] Yu J, Jiang J X, Zhang Y Q, Lü H, Li Y Y, Liu J P. Simultaneous saccharification and fermentation of Jerusalem artichoke tubers to ethanol with an inulinase-hyperproducing yeast *Kluyveromyces cicerisporus*. Chinese Journal of Biotechnology, 2010, 26(7): 982-990.

[8] Panchev I, Delchev N, Kovacheva D, Slavov A. Physicochemical characteristics of inulins obtained from Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.). European Food Reasearch and Technology, 2011, 233: 889-896.

[9] Denoroy P. The crop physiology of *helianthus tuberosus* L.: A model oriented view. Biomass and Bioenergy, 1996, 11(1): 11-32.

[10] Gao K, Zhu T X, Han G D. Effect of irrigation and nitrogen addition on yield and height of Jerusalem Artichoke (*Helianthus tuberosus* L.). African

Journal of Biotechnology, 2011, 10(34): 6466-6472.

[11] Soja G, Dersch G, Praznik W. Harvest dates, fertilizer and varietal effects on yield, concentration and molecular distribution of fructan in Jerusalem Artichoke (*Helianthus tuberosus* L.). Journal of Agronomy and Crop Science, 1990, 165(2/3): 181-189.

[12] Soja G, Haunold E. Leaf gas exchange and tuber yield in Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*) cultivars. Field Crops Research, 1991, 26(3/4): 241-252.

[13] 赵秀芳, 杨劲松, 蔡彦明, 等. 苏北滩涂区施肥对菊芋生长和土壤氮素累积的影响. 农业环境学报, 2003, 29(3): 521-526.

[14] 钟启文, 刘素英, 王丽慧, 王怡, 李莉. 菊芋氮、磷、钾吸收积累与分配特征研究. 植物营养与肥料学报, 2009, 15(4): 948-952.

[15] Saengthongpinit W, Sajjaanantakul T. Influence of harvest time and storage temperature on characteristics of inulin from Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) tubers. Postharvest Biology and Technology, 2005, 37(1): 93-100.

[16] 杨君, 姜吉禹. 海水灌溉条件下菊芋种植密度对土壤无机盐及产量的影响. 吉林师范大学学报: 自然科学版, 2009, 30(2): 17-18, 25-25.

[17] Heuvelink E. Dry matter partitioning in tomato: validation of a dynamic simulation model. Annals of Botany, 1996, 77(1): 71-80.

[18] 高凯, 朱铁霞, 邓波, 等. 顶端优势去除对菊芋物质分配规律的影响. 中国草地学报, 2016, 38(1): 14-19.

[19] Elser J J, Sterner R W, Gorokhova E, Fagan W F, Markow T A, Cotner J B, Harrison J F, Hobbie S E, Odell G M, Weider L W. Biological stoichiometry from genes to ecosystems. Ecology Letters, 2000, 3(6): 540-550.

[20] 曾德慧, 陈广生. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索. 植物生态学报, 2005, 29(6): 1007-1019.

[21] 贺金生, 韩兴国. 生态化学计量学: 探索从个体到生态系统的统一化理论. 植物生态学报, 2010, 34(1): 2-6.

[22] 邓斌. 高寒草地不同演替阶段植被变化和土壤碳氮磷的生态化学计量研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2012.

[23] Ågren G I. Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2008, 39(1): 153-170.

[24] Sterner R W, Elser J J, Vitousek P. Ecological Stoichiometry: the Biology of Elements from Molecules to the Biosphere. Princeton: Princeton University Press, 2002.

[25] Elser J J, Bracken M E S, Cleland E E, Gruner D S, Harpole W S, Hillebrand H, Ngai J T, Seabloom E W, Shurin J B, Smith J E. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. Ecology Letters, 2007, 10(12): 1135-1142.

[26] 牛得草, 董晓玉, 傅华. 长芒草不同季节碳氮磷生态化学计量特征. 草业学报, 2011, 28(6): 915-920.

[27] Güsewell S, Koerselman W, Verhoeven J T A. Biomass N∶P ratios as indicators of nutrient limitation for plant populations in wetlands. Ecological Applications, 2002, 13(2): 372-384.

[28] 甘露, 陈伏生, 胡小飞, 田秋香, 葛刚, 詹书侠. 南昌市不同植物类群叶片氮磷浓度及其化学计量比. 生态学报, 2008, 27(3): 344-348.